

УДК 576.895.121 : 591.46

**ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ ЖЕНСКОЙ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ
У SOBOLEVICANTHUS GRACILIS И CLOACOTAENIA MEGALOPS
(CESTODA: CYCLOPHYLLIDEA)**

© Ж. В. Корнева

С использованием метода электронной микроскопии изучено строение органов и протоков женской половой системы 2 циклофиллидных цестод. Все исследованные протоки (желточные и вагинальные протоки, яйцеводы и оплодотворительные каналы), а также оотип и матка несут на внутренней поверхности цитоплазматические ламеллы и окружены хорошо развитым слоем мускулатуры. Исключение составляет вагина *Sobolevicanthus gracilis*, на поверхности которой обнаружены немногочисленные атипичные микротрихии. На основании полученных и литературных данных прослежены тенденции развития взаимоотношений между маточным эпителием и яйцевыми оболочками.

Несмотря на то что изучение репродуктивной системы плоских червей методами электронной микроскопии продолжается уже не первое десятилетие, исследования на высших цестодах традиционно концентрируются на изучении матки и ее модификаций (Conn, 1993; Conn, Forman, 1993; Tkach, Swiderski, 1997; Conn, Etges, 1984; Свидерский, Ткач, 1998, и др.). Помимо маточных структур у циклофиллидных цестод подробно изучены разнообразные яйцезащитные образования паренхиматозного происхождения: парутеринные органы, паренхиматозные и парутеринные капсулы (Свидерский, Ткач, 1998). В то же время ультратонкое строение других отделов женской половой системы изучено на значительном числе видов низших цестод. Рядом авторов (Давыдов, Поддубная, 1988; Давыдов и др., 1997) исследовано ультратонкое строение маточных желез у прогенетических цестод. Описано строение женской репродуктивной системы у кариофиллидной цестоды *Caryophyllaeus laticeps* (Давыдов и др., 1994), ряда протеоцефалидных цестод (Корнева, 2001; Корнева, Давыдов, 2001), у представителя ниппотениидных цестод — *Nippotaenia mogurndae* (Корнева, 2002а) и псевдофиллидных цестод — *Diphyllbothrium latum* (Поддубная, 2002) и *Triaenophorus nodulosus* (Корнева, 2002б). Исследована зависимость типов вителлогенеза от эмбрионального развития, оплодотворения и особенностей жизненных циклов у различных групп цестод (Swiderski, Xylander, 2000).

Наше исследование посвящено изучению тонкого строения всех органов и протоков женской половой системы и формированию внешней яйцевой оболочки у 2 представителей высших цестод: *Sobolevicanthus gracilis* и *Cloacotaenia megalops*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Половозрелых *Sobolevicanthus gracilis* (Zeder, 1803) извлекали из кишечника крякв *Anas platyrhynchos* (L.), а *Cloacotaenia megalops* (Nitsch in Creplin, 1829) — из кишечника серых уток *Anas strepera* (L.), обитающих в прибрежных участках Рыбинского водохранилища в период с августа по сентябрь. Участки стробил цестод фиксировали 4 %-ным глютаровым альдегидом (1—2 сут), дофиксировали 2 %-ным OsO₄, подвергали дегидратации в спиртах и ацетоне, после чего заливали в аралдит.

Ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом, свинцом по Рейнольдсу и просматривали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM-100С. Идентификацию отделов половой системы проводили на полутонких срезах, окрашенных толуидиновым синим.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Желточники и желточные протоки. Желточники *Cloacotaenia megalops* и *Sobolevicanthus gracilis* окружены толстым базальным матриксом, с внешней стороны которого концентрируются многочисленные межклеточные фибриллы, особенно выраженные у *Cloacotaenia megalops*. У обоих видов желточники имеют «сетчатую» структуру, где трофические клетки либо образуют многоядерный синцитий (рис. 1, А, см. вклейку), в ячейках которого созревают желточные клетки, как у *Sobolevicanthus gracilis*, либо расположены между желточными клетками хаотически и не формируют единой системы, как у *Cloacotaenia megalops*. При созревании в желточных клетках у обоих видов паразитов происходит слияние мелких секреторных капель, в результате чего формируются немногочисленные (до 4 у *Cloacotaenia megalops*) типичные желточные глобулы (рис. 1, Б).

Стенки желточных протоков у обоих изученных видов образованы ядерным эпителием, который является продолжением ретикулярного синцития желточников. Апикальная поверхность стенки несет тонкие цитоплазматические выросты, а с базальной стороны она подстлана хорошо выраженным базальным матриксом и тонкими, регулярно расположенными мышечными пучками.

Яичник и яйцеводы. Яичники у каждого из изученных видов обладают теми же особенностями ультраструктуры, что и желточники. У *Sobolevicanthus gracilis* трофический синцитий с многочисленными активными ядрами образует стенки яичника и ячейки, в которых созревают яйцеклетки. Базального матрикса вокруг стенки яичника нет. У *Cloacotaenia megalops* стенка яичника сформирована толстым базальным матриксом, а трофические клетки, по-видимому, не образуют синцития и лежат в яичнике вперемишку с яйцеклетками (рис. 1, В).

Яйцеводы у обеих изученных циклофиллидных цестод образованы сильно складчатым ядерным синцитием, несущим на поверхности длинные ламеллярные структуры (рис. 1, Г). Складчатость позволяет тонким протокам значительно увеличиваться в диаметре при прохождении по ним яйцеклеток. Эпителий яйцеводов подстлан мощным слоем кольцевой мускулатуры, соединенной с базальным матриксом многочисленными полудесмосомами.

Железы Мелиса и оотип. У *Sobolevicanthus gracilis* оотип имеет слабо выраженную мышечную оболочку. Его стенки образованы синцитиальным ядерным эпителием, на поверхности которого располагаются много-

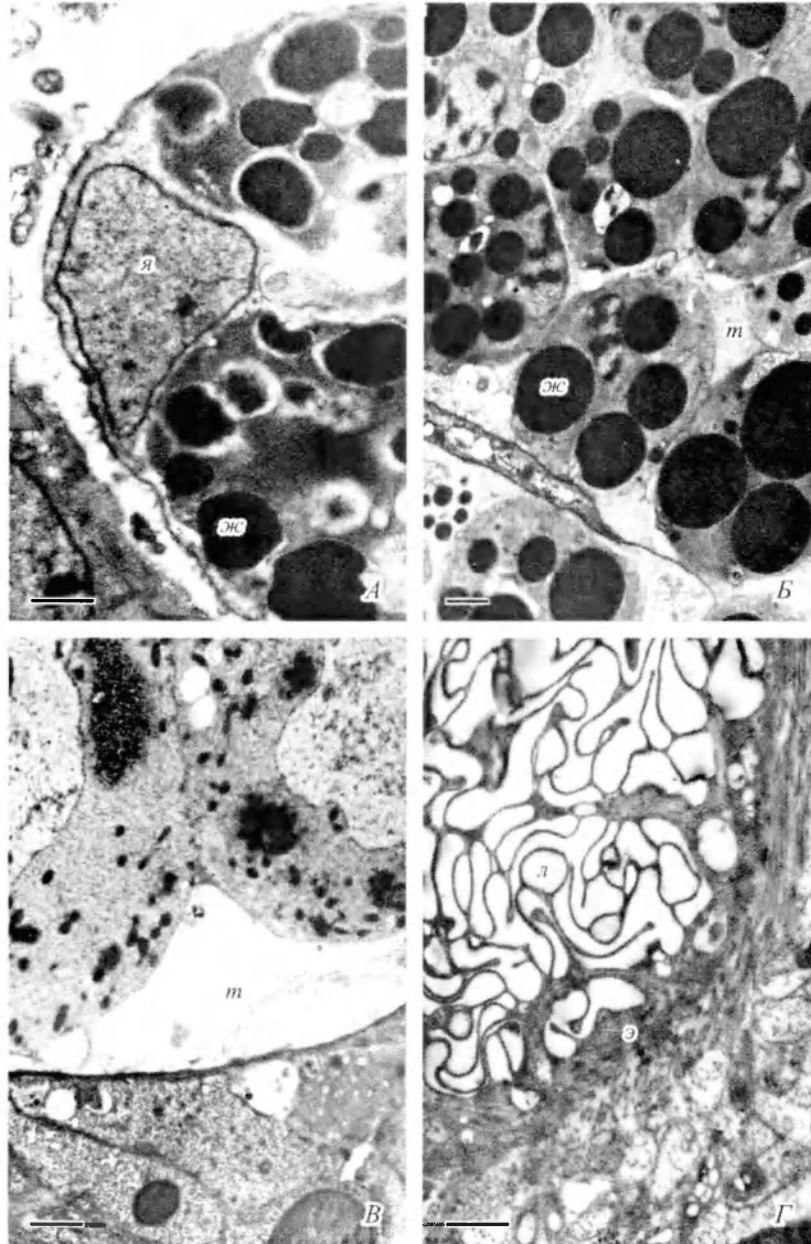


Рис. 1. Желточники и яичники циклофиллидных цестод.
 А — ядро трофической клетки в желточнике *Sobolevicanthus gracilis*; Б — желточные клетки в желточнике *Cloacotaenia megalops*; В — яичник *Cloacotaenia megalops*, содержащий помимо яйцеклеток трофические клетки; Г — яйцевод *Cloacotaenia megalops*. жс — желточные глобулы, л — ламеллы, т — трофическая клетка, я — ядро трофической клетки.

Fig. 1. Vitelline follicles and ovaries of the cyclophyllidean cestodes.

численные недлинные ламеллярные выросты (рис. 2, А, см. вклейку). Эпителий образует глубокие апикальные и базальные инвагинации и пронизан протоками желез Мелиса, с которыми соединен кольцевыми десмосомами. Сами одноклеточные многочисленные железы Мелиса располагаются вокруг оотипа и заполнены гигантскими цистернами шероховатого эндоплазматического ретикулюма (ШЭПР) и овальными электронно-плотными гранулами секрета (рис. 2, Б).

У *Cloacotaenia megalops* в процессе созревания секрет желез Мелиса претерпевает значительные морфологические преобразования. На первой стадии клетки желез наполнены мелкими цистернами ШЭПР, синтезирующими тонкодисперсный материал, который образует в цитоплазме клеток рыхлые скопления. Далее этот материал становится фибриллярным и располагается в первичных секреторных гранулах концентрическими слоями (рис. 2, В). По мере слияния отдельных фибрилл секрет приобретает слоистый вид, где чередуются электронно-прозрачные и электронно-плотные слои. На следующей стадии созревания цистерны ШЭПР увеличиваются в размерах в несколько раз, а секреторные гранулы постепенно становятся равномерно электронно-плотными (рис. 2, Г).

Вагина. Дистальный участок вагины *Sobolevicanthus gracilis* представляет собой тонкий проток, стенки которого сформированы синцитием с длинными апикальными ламеллами и крайне редкими атипичными микротрихиями (апикальные отделы которых редуцированы до крохотных электронно-плотных «шапочек») на поверхности и многочисленными электронно-светлыми удлинёнными везикулами в цитоплазме. Ядросодержащие участки эпителиального слоя погружены в толщу паренхимы. Слой мускулатуры представлен тонкими кольцевыми волокнами. Проксимальная часть вагины *S. gracilis* окружена более мощным слоем мускулатуры, а ламеллы на поверхности эпителия более короткие и толстые. Кроме того, *S. gracilis* имеет небольшой семяприемник с сильно складчатым эпителием и мощным слоем кольцевых мышц, прикрепленных к базальному матриксу многочисленными полудесмосомами.

Вагина у *Cloacotaenia megalops* короткая и мускулистая в виде прямого канала, заканчивающегося сфинктером. Тонкий синцитиальный эпителий вагины подостлан кольцевыми мышечными волокнами и мощным слоем продольной мускулатуры. Между обоими мышечными слоями наблюдается прослойка из активных клеток, содержащих многочисленные полирибосомы и секреторные везикулы. Апикальные структуры эпителия представляют собой многочисленные тонкие ламеллы, микротрихий среди них обнаружено не было.

Оплодотворительный канал. У *Sobolevicanthus gracilis* формирование яйцевых оболочек начинается в обширном протоке, скорее даже полости, стенки которой образованы синцитиальным эпителием с изредка встречающимися ядрами и редкими короткими ламеллами на апикальной поверхности клеток.

В цитоплазме оплодотворенных яйцеклеток наблюдаются аксономы и многочисленные периферические микротрубочки, располагающиеся вдоль плазматической мембраны. Одновременно в цитоплазме желточной клетки разворачиваются и выстраиваются вдоль плазматической мембраны отдельные фибриллы и кольцевые мембраноподобные профили (рис. 3, А, Б, см. вклейку). Последние постепенно образуют стопки и цепочки. Позднее они выводятся за пределы желточной клетки и принимают участие в формировании яйцевой оболочки. Таким образом, разворачивание материала

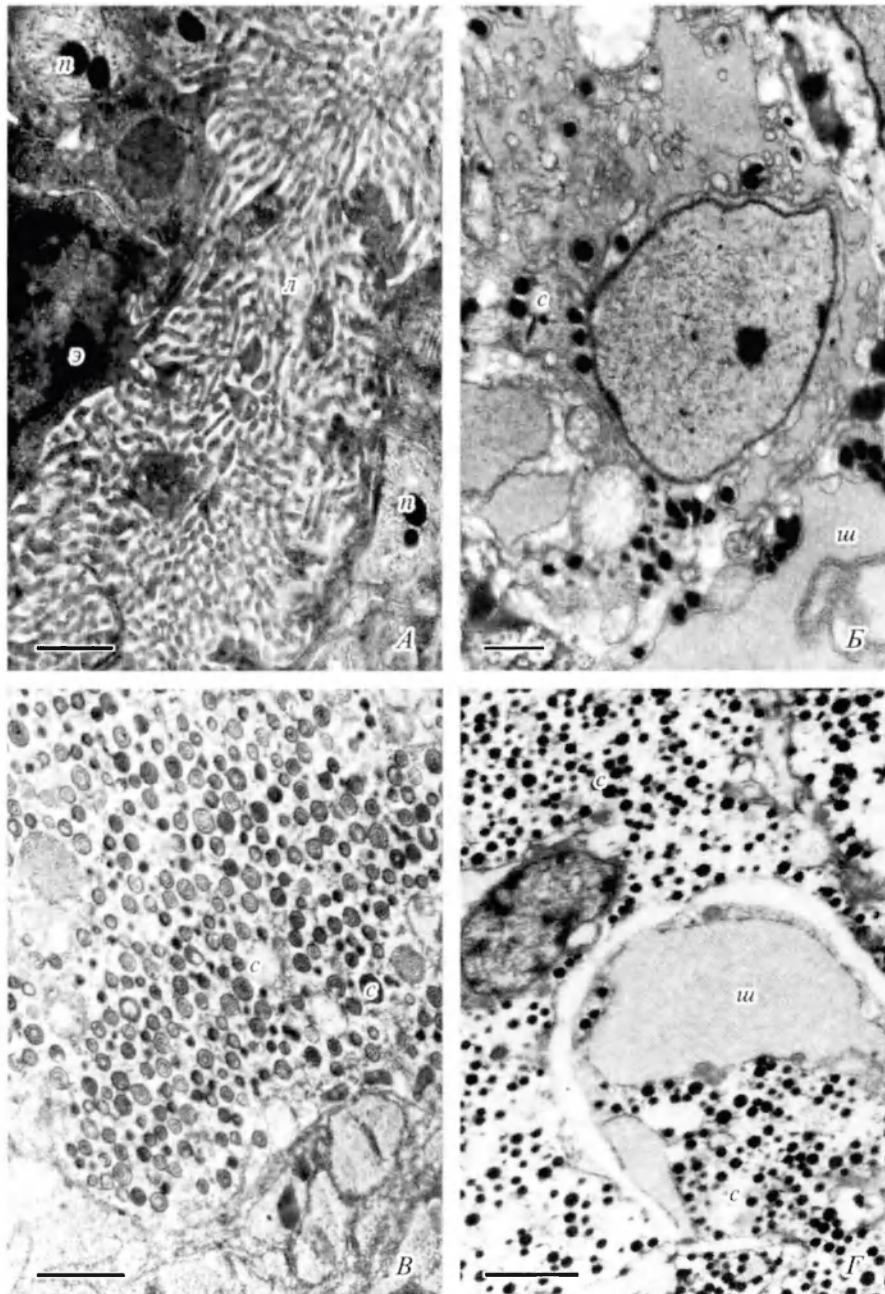


Рис. 2. Оотип и железы Мелиса.

A — оотип *Sobolevicanthus gracilis*; *Б* — железы Мелиса *Sobolevicanthus gracilis*; *В* — железы Мелиса на ранней стадии созревания; *Г* — железы Мелиса *Cloacotaenia megalops* со сформированными секреторными гранулами. *ш* — протоки желез Мелиса, *с* — секреторные гранулы, *ш* — шероховатый эндоплазматический ретикулум. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. Ootype and Mehlis glands.

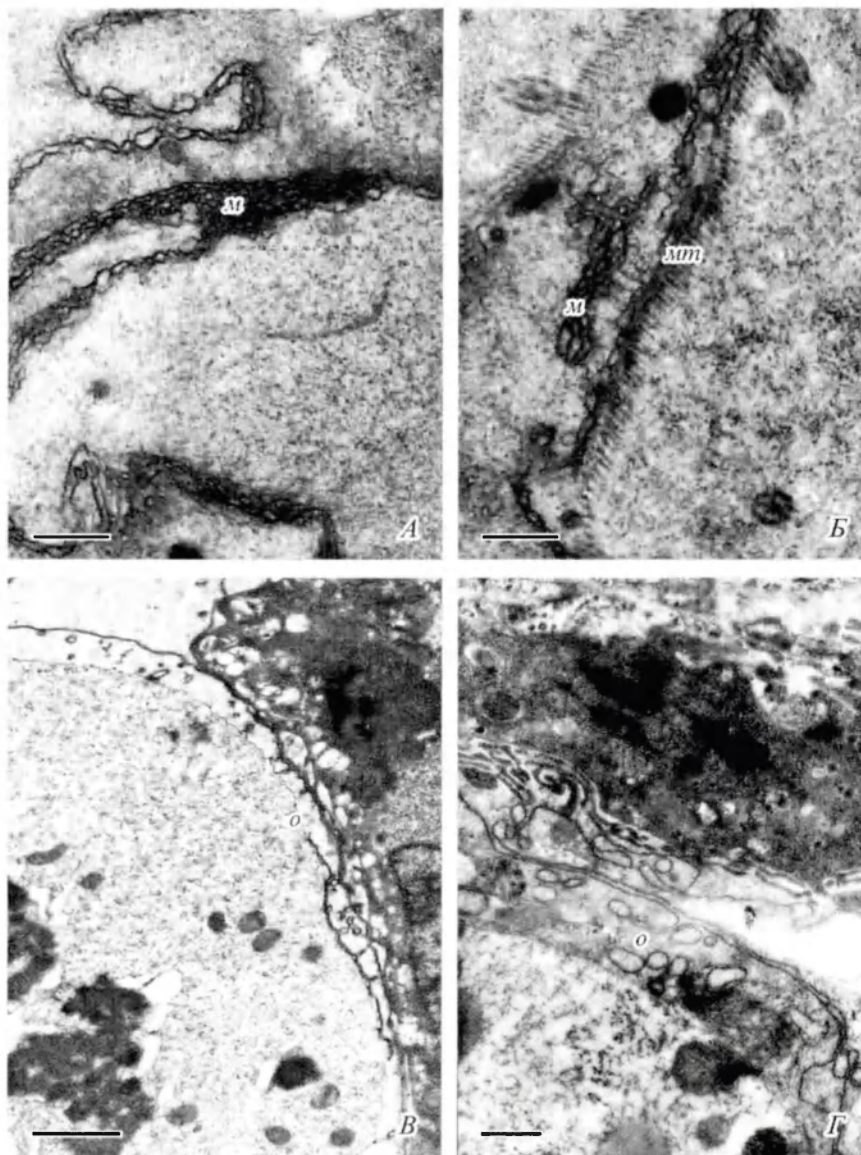


Рис. 3. Формирование яйцевых оболочек и их взаимоотношения с эпителием матки.
 А, Б — формирование наружной яйцевой оболочки у *Sobolevicanthus gracilis*. В, Г — формирование внутренней яйцевой оболочки у *Cloacotaenia megalops*; Д — переплетение ламелл маточного эпителия и яйцевой оболочки у *Sobolevicanthus gracilis*. м — мембраноподобные структуры; mt — микротрубочки; о — яйцевая оболочка. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 3. The formation of the egg capsules and their interrelation with uterine epithelium.

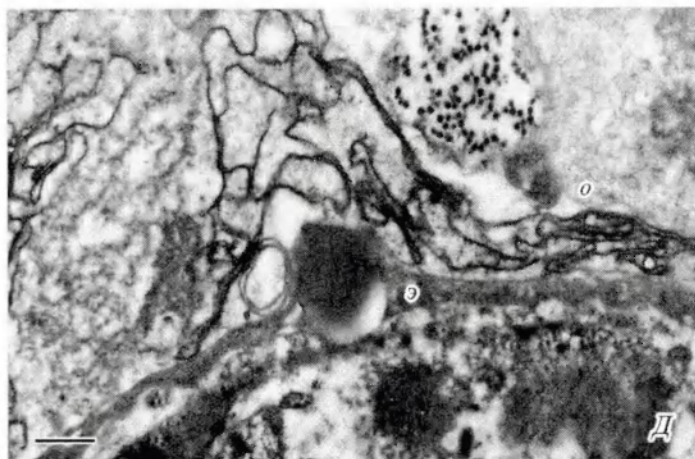


Рис. 3 (продолжение).

секреторных глобул начинается в цитоплазме желточных клеток, а заканчивается в полости оплодотворительного канала.

У *Cloacotaenia megalops* формирование яйцевых оболочек также начинается в оплодотворительном канале, стенки которого у этого вида, как и в большинстве других половых протоков, образованы ядерным синцитиальным эпителием. Последний на апикальной поверхности несет редкие ламеллы. Базальный матрикс и мышечная оболочка отсутствуют. После оплодотворения в пространстве вокруг зиготы и желточной клетки (в цитоплазме последней исчезают желточные глобулы и наблюдаются только параллельные цистерны ШЭПР) появляются мелкие колечки, цепочки и отрезки мембраноподобных структур. Эти структуры сливаются, удлиняются, разворачиваются в длинную прямую «мембрану», замыкают круг и образуют внешнюю яйцевую оболочку (рис. 3, В). Следом таким же образом происходит формирование внутренней яйцевой оболочки, расположенной в непосредственной близости от развивающегося яйца (рис. 3, Г). Таким образом, формирование яйцевых оболочек, начинающееся с разворачивания мембраноподобных структур, происходит сразу в полости оплодотворительного канала, а не в цитоплазме желточной клетки. В цитоплазме оплодотворенной яйцеклетки наблюдаются многочисленные цитоплазматические электронно-плотные образования, названные у ранее изученных плоских червей «ядрышко-подобными тельцами» («nucleolus-like» body — Burton, 1960, 1967; Koulish, 1965), потому что морфологически чрезвычайно напоминают активные ядрышки (рис. 3, В).

Матка. Стенки матки у *Sobolevicanthus gracilis* образованы синцитиальным эпителием, содержащим в толще немногочисленные ядра. Апикальная поверхность эпителия несет толстые цитоплазматические ламеллы, направленные перпендикулярно поверхности. До заполнения яйцами маточный эпителий складчатый, что позволяет ему сильно растягиваться и уплощаться по мере заполнения матки. Наружные яйцевые оболочки в полости матки образуют длинные тонкие выросты, которые переплетаются с аналогичными выростами соседних зародышевых оболочек, что, по-видимому, способствует их более тесному взаимодействию и формирует единую функциональную систему (рис. 3, Д). Некоторые зародыши, расположенные вблизи маточного эпителия, вступают с ним в тесное взаимодействие; цитоплазматические выросты яйцевой капсулы плотно переплетаются с ламеллами маточной стенки.

Эпителий маточной стенки у *Cloacotaenia megalops* морфологически весьма сходен с таковым у *Sobolevicanthus gracilis*, отличаясь лишь более тонкими ламеллами в полости матки, которые обычно изогнуты параллельно эпителиальной поверхности. Наружные яйцевые оболочки развивающихся зародышей *Cloacotaenia megalops* хотя и образуют контакты, но отростки яйцевых оболочек одного зародыша (в данном случае короткие и широкие) не переплетаются, а неглубоко погружаются в небольшие выемки оболочек соседнего зародыша.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ультратонкое строение всех отделов женской половой системы высших цестод изучено до сих пор не было, поэтому провести сравнение морфофункциональных характеристик в пределах отряда Cyclophyllidea представляется возможным только для желточных фолликулов и маточного эпи-

теля. Однако при сравнении полученных результатов с данными, имеющимися по низшим цестодам, обнаруживается много сходных морфофункциональных особенностей. Трофический синцитий, образующий стенку и строму желточных фолликулов, либо трофические клетки, распределенные среди желточных, характерны не только для изученных нами *Cloacotaenia megalops* и *Sobolevicanthus gracilis*, но и для представителей большинства отрядов цестод: для *Glaridacris catostomi* (Caryophyllidea) (Swiderski, Mackiewicz, 1976), *Triaenophorus nodulosus* (Pseudophyllidea) (Корнева, 2001), *Nippotaenia mogurndae* (Nippotaeniidea) (Корнева, 2002a), *Proteocephalus torulosus* и *P. exiguus* (Proteocephalidea) (Корнева, 2001), а также для представителей классов Monogenea и Digenea (Irwin, Treadgold, 1970; Halton et al., 1974, и др.). Существует вполне правдоподобная гипотеза, что трофические клетки ответственны за транспорт питательных веществ из окружающей паренхимы к развивающимся вителлоцитам (Irwin, Treadgold, 1970), которая подтверждается фактом соединения вителлоцитов и трофических клеток десмосомами, а у *Fasciola hepatica* трофические клетки, кроме того, соединяются десмосомами с клетками окружающей паренхимы (Irwin, Maguire, 1979). Вместе с тем у циклофиллидной цестоды *Catenotaenia pusila* стенка желточного фолликула образована только толстым базальным матриксом (Swiderski et al., 2000) и никаких трофических клеток обнаружено не было.

При изучении яичников у всех исследованных цестод также описаны либо отдельные трофические клетки, соединенные с ооцитами специализированными контактами (Корнева, Давыдов, 2001), либо ретикулярный синцитий, где ооциты развиваются в отдельных ячейках (Корнева, 2001; Корнева, 2002a; Поддубная, 2002). Очевидно, что питание ооцитов и вителлоцитов у паразитических плоских червей осуществляется в основном за счет вспомогательных трофических клеток. В англоязычной литературе их иногда называют «кормилицами» (nurse cells). Однако у *Gangesia parasiluri* были обнаружены 2 стадии развития яичников: на первой стадии трофические клетки активно функционируют (о чем свидетельствует хорошо развитый аппарат синтеза), а на следующей — подвергаются автолизу (Корнева, Давыдов, 2001). Можно предположить, что в тех случаях, когда трофические клетки обнаружены не были, авторы исследовали gravidные проглотида, в которых уже произошла резорбция этих клеток, либо питание осуществляется каким-то иным способом.

Свидерский и Ксиландер (Swiderski, Xylander, 2000), изучая в сравнительном аспекте зависимость вителлогенеза от эмбрионального развития, пришли к выводу, что в результате эволюции произошли сокращение числа желточных клеток, связанных с оплодотворенным яйцом, и уменьшение желточного материала в каждой желточной клетке, что связано с переориентацией зародыша на питание за счет материнского организма. Таким образом, переход от внематочного к внутриматочному типу эмбрионального развития неизбежно должен был привести к более интенсивному обмену между зародышами и маточным эпителием и появлению новых морфофункциональных разновидностей матки. Этому способствует тонкая несклеротизированная яйцевая капсула олиголецитальных яиц, которая не препятствует проникновению питательных веществ. У *Nippotaenia mogurndae*, как и у всех циклофиллидных цестод, яйца олиголецитальные, т. е. оплодотворенная яйцеклетка соединяется с 1—2 желточными клетками и для внутриматочного развития ей необходимо поступление питательных веществ из организма червя. Поэтому обнаруженные нами контакты маточного эпителия с яйцевыми оболочками у *Cloacotaenia megalops* и *Sobolevicanthus gracilis* функ-

ционально аналогичны таковым у *Nippotaenia mogurndae*, где возникли взаимоотношения плацентарного типа, и онкосферы вплоть до достижения инвазионности оказываются прикрепленными к маточному эпителию, а выросты их тонкой наружной капсулы подобно переплетающимся пальцам контактируют с выростами маточного эпителия (Davydov, Korneva, 2000). У *Cloacotaenia megalops* и *Sobolevicanthus gracilis* выросты наружной яйцевой капсулы контактируют со стенкой матки и оболочками соседних зародышей, что, вероятно, способствует снабжению развивающихся яиц питательными веществами и коренным образом отличается от ситуации, наблюдаемой у представителей отрядов Pseudophyllidea и Caryophyllidea, обладающих полилецитальными яйцами.

У большинства представителей отряда Pseudophyllidea яйца окружены плотной скорлупой и накапливаются в полости матки (или маточного протока и маточного мешка). Однако и у них наблюдаются некоторые попытки интенсификации взаимоотношений между маткой и яйцевыми оболочками. Так, у *Diphyllobothrium latum* апикальная поверхность средних и дистальных отделов матки покрыта многочисленными микротрихиями, которые не только контактируют с яйцевой оболочкой, но и окружают яйца своими апикальными участками. Отмечается утолщение маточного эпителия, в цитоплазме которого наблюдаются скопления рибосом, цистерны ШЭПР и скопления гранул гликогена (Поддубная, 2002). Как было установлено, несмотря на то что у *Diphyllobothrium latum* яйца окружены склеротизированной скорлупой, они проницаемы, в частности для газов (Grabiec et al., 1964). По-видимому, в данном случае микротрихии маточной стенки принимают участие в усиленном питании зародышей, т. е. мы наблюдаем попытку формирования тесных трофических связей между зародышами и маточной стенкой.

У циклофиллидных цестод процесс формирования подобных взаимоотношений происходит несколькими различными путями. У *Pseudhymenolepis redonica* (Tkach, Swiderski, 1997) и представителей рода *Oochoristica* (Conn, Etges, 1984; Свицерский, Ткач, 1998) матка очень рано распадается на одно-яйцевые маточные капсулы. При этом маточный эпителий вплоть до стадии зрелых онкосфер сохраняет ядра и многочисленные органеллы, т. е. представляет собой фрагментированную, но активно функционирующую матку. У изученных 4 представителей гименолепидид (Conn, 1993; Conn, Forman, 1993) эпителий матки формирует мощные складки, каждая из которых образует широкие и длинные выросты, а те в свою очередь — тонкие пальцеобразные выпячивания. В результате матка оказывается подразделенной на ячейки, в каждой из которых содержится 1 или несколько яиц, однако (судя по фотографиям) каждое яйцо или большинство из них контактируют со стенками ячейки. Маточный эпителий содержит интенсивно функционирующий аппарат белкового синтеза (ШЭПР и свободные рибосомы) и синтезирует электронно-плотные сферические тельца. У изученных нами представителей циклофиллидных цестод — *Cloacotaenia megalops* и *Sobolevicanthus gracilis* между капсулами яиц и маточной стенкой происходит формирование тесных взаимоотношений, обеспечивающих питание зародышей за счет материнского организма и развитие шестикрючного зародыша до инвазионного состояния в полости матки. Этому способствует, во-первых, наличие тонкой, хорошо проницаемой капсулы вокруг яйца (в отличие от склеротизированной скорлупы у большинства низших цестод); во-вторых, образование многочисленных выростов наружной оболочки яиц, контактирующих со стенкой матки и с соседними зародышами. Та-

ким образом, у различных представителей цестод, обладающих олиголецитальными яйцами, можно проследить формирование различных маточных структур и многообразие контактов между яйцевыми капсулами и маточным эпителием, обеспечивающих переход к более прогрессивному внутриматочному типу развития зародышей.

Процесс формирования наружной яйцевой капсулы в отличие от остальных подробно изученных яйцевых оболочек кратко описан для 4 видов циклофиллидных цестод, у которых на поверхность вителлоцитов экзоцитируются складчатые «мембранные шары», разворачиваются, выравниваются и формируют сначала наружную, а впоследствии внутреннюю мембрану яйцевой капсулы (Swiderski et al., 1970; Swiderski, Conn, 2001). У протеоцефалидной цестоды *Gangesia parasiluri* многослойную мембранную капсулу формируют лабиринтообразные лентовидные скопления электронно-плотного материала, которые разворачиваются и соединяются между собой перемычками (Корнева, Давыдов, 2001). У изученных нами 2 циклофиллидных цестод формирование яйцевой капсулы происходит, как и у вышеописанных паразитов, в оплодотворительном канале, при входе в матку, но, по-видимому, несколькими различными путями. Так, у *Cloacotaenia megalops* содержимое желточных глобул сначала выводится в полость оплодотворительного канала в виде мелких колечек, цепочек или отрезков «мембран», которые затем соединяются, утолщаются и образуют внешнюю мембрану яйцевой капсулы, окружающую оплодотворенную яйцеклетку и желточную клетку. У *Sobolevicanthus gracilis*, в отличие от всех ранее изученных цестод, разворачивание «мембраноподобных» цепочек и слияние их между собой начинаются непосредственно в цитоплазме желточной клетки, а завершается формирование капсулы в полости оплодотворительного канала. Пока трудно судить, имеет ли описанное отличие какое-нибудь принципиальное значение. Для этого потребуются дополнительные более подробные исследования данного процесса.

В целом строение женской половой системы изученных паразитов сходно с описанным ранее для многих низших цестод. Основные отличия заключаются в том, что поверхность вагины у *Sobolevicanthus gracilis* несет атипичные микротрихии, а у *Cloacotaenia megalops* микротрихии вообще обнаружены не были; поверхность вагины покрыта ламеллярными выростами, тогда как у всех до сих пор изученных цестод в полости вагины наблюдались либо большие и маленькие, либо только маленькие трубчатые микротрихии, абсолютно аналогичные трофическим микротрихиям поверхности тела (Beveridge, Smith, 1985; Давыдов, Корнева, 2001; Корнева, 2001; Поддубная, 2002). В литературе высказывалось мнение, что микротрихии цирруса и вагины принимают участие в процессе оплодотворения, способствуя его успешному протеканию (Beveridge, Smith, 1985); более того, на *Acanthobothrium quadripartitum* было показано, что крупные дистальные шипы цирруса внедряются в дистальную часть вагины, облегчая дальнейшее проникновение копулятивного органа и стимулируя выведение простатического секрета (Williams, McVicar, 1968). У *Sobolevicanthus gracilis* вагина лишена типичных микротрихий, а на поверхности цирруса наблюдаются микротрихии со скругленной апикальной частью, которые вряд ли способны столь интенсивно захватывать эпителий женского полового протока. По-видимому, обнаруженная особенность связана с тем, что копулятивный аппарат *S. gracilis* способен не только к перекрестному оплодотворению с помощью цирруса, но и к самооплодотворению в результате деятельности тельца Фурмана, выступающего в качестве дополнительно возникшего ко-

пулятивного образования (Давыдов, Корнева, 2002). Микротрихии со скругленными и сильно редуцированными апикальными частями наблюдаются также в циррусе *Caryophyllaeus laticeps* (Давыдов и др., 1994), однако сумка цирруса в данном случае представляет собой мощное мышечное образование, что в процессе копуляции, по-видимому, может компенсировать недостаточное развитие микротрихий. Аналогичное предположение можно высказать по поводу ультратонкого строения вагины у *Cloacotaenia megalops*, где отсутствие микротрихий у других цестод, принимающих участие в процессе копуляции, может компенсироваться наличием мощных мышечных обкладок вокруг вагинального протока и сумки цирруса.

Половые протоки *Sobolevicanthus gracilis* и *Cloacotaenia megalops* имеют синцитиальную организацию, но ни один из них не несет на поверхности ресничек, хотя для низших цестод наличие ресничек является непременным атрибутом желточных каналов. На наш взгляд, данная особенность может быть связана с тем, что желточные клетки изученных ранее низших цестод продвигаются за счет движения ресничек, тогда как у *Sobolevicanthus gracilis* и *Cloacotaenia megalops* желточные клетки могут продвигаться по протокам благодаря сокращению кольцевой мускулатуры, впервые отмеченной у цестод вокруг желточных каналов.

Список литературы

- Давыдов В. Г., Корнева Ж. В. Строение копулятивного аппарата *Sobolevicanthus gracilis* (Cestoda: Cyclophyllidae) // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 3. С. 224—230.
- Давыдов В. Г., Поддубная Л. Г. Функциональная морфология фронтальных и маточных желез у представителей цестод отряда Caryophyllidae // Паразитология. 1988. Т. 22, вып. 6. С. 449—456.
- Давыдов В. Г., Поддубная Л. Г., Колесникова Г. А. Ультраструктура протоков половой системы *Caryophyllaeus laticeps* // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 6. С. 501—509.
- Давыдов В. Г., Поддубная Л. Г., Куперман Б. И. Ультраструктура некоторых систем органов *Diplocotyle olrikii* (Cestoda: Cyathocephalata) в связи с особенностями его жизненного цикла // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 2. С. 132—141.
- Корнева Ж. В. Вителлогенез и формирование скорлуповой оболочки у *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda, Pseudophyllidae, Triaenophoridae) // Зоол. журн. 2001. Т. 80, № 12. С. 1422—1428.
- Корнева Ж. В. Тонкая структура половой системы *Nippotaenia mogurndae* (Cestoda: Nippotaeniidae) // Зоол. журн. 2002а. Т. 81, № 3. С. 266—275.
- Корнева Ж. В. Ультраструктурная организация репродуктивной системы *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda) // Зоол. журн. 2002б. Т. 81, № 12. С. 1432—1438.
- Корнева Ж. В., Давыдов В. Г. Ультраструктура женской половой системы *Gangesia parasiluri* (Cestoda, Proteocephalidae, Proteocephalidae) // Зоол. журн. 2001. Т. 80, № 2. С. 131—144.
- Поддубная Л. Г. Ультраструктура протоков половой системы *Diphyllbothrium latum* (Cestoda: Pseudophyllidae): протоки женских репродуктивных органов // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 1. С. 79—87.
- Свидерский З., Ткач В. В. Сравнительная ультраструктура и дифференциация яйцезащитных образований паренхиматозного происхождения у некоторых циклофиллидных цестод // Проблемы цестодологии. Сб. науч. тр. СПб., 1998. С. 116—128.
- Beveridge I., Smith K. An ultrastructural study of the cirrus and vagina of *Phyllobothrium vagans* // Z. Parasitenk. 1985. Bd 71, H. 5. S. 609—616.
- Burton P. R. Gametogenesis and fertilization in the frog lung fluke, *Haematoloechus medioplexus* Stafford (Trematoda: Plagiorchiidae) // Journ. Morphol. 1960. Vol. 107. P. 93—122.
- Burton P. R. Fine structure of the reproductive system of a frog lung fluke. II. Penetration of the ovum by a spermatozoan // Journ. Parasitol. 1967. Vol. 53. P. 994—999.

- Conn D. B., Etges F. J. Fine structure and histochemistry of the parenchyma and uterine egg capsules of *Oochoristica anolis* (Cestoda: Linstowiidae) // *Z. Parasitenk.* 1984. Bd 70. H. 6. S. 769–779.
- Conn D. B. Ultrastructure of the gravid uterus of *Hymenolepis diminuta* (Platyhelminthes: Cestoda) // *Journ. Parasitol.* 1993. Vol. 79, N 4. P. 583–590.
- Conn D. B., Forman L. A. Morphology and fine structure of the gravid uterus of three hymenolepidid tapeworm species (Platyhelminthes: Cestoda) // *Invertebr. Reproduct. Developm.* 1993. Vol. 23, N 2–3. P. 95–103.
- Davydov V. G., Korneva J. V. Differentiation and structure of a uterus for *Nippotaenia mogurndae* Yamaguti et Miato, 1940 (Cestoda: Nippotaeniidea) // *Helmithologia.* 2000. Vol. 37, N 2. P. 77–82.
- Irwin S. W. B., Threadgold L. T. Electron microscope studies of *Fasciola hepatica*. VIII. The development of the vitelline cells // *Exp. Parasitol.* 1970. Vol. 28. P. 399–411.
- Irwin S. W. B., Maguire J. G. Ultrastructure of the vitelline follicles of *Gorgoderina vitelliloba* (Trematoda, Gorgoderidae) // *Int. Journ. Parasitol.* 1979. Vol. 9. P. 47–54.
- Halton D. W., Stranock S. D., Hardcastle A. Vitellin cell development in monogenean parasites // *Z. Parasitenk.* 1974. Bd 45. H. 1. S. 45–61.
- Grabiec S., Guttowa A., Michajlow W. Investigation on the respiratory metabolism of eggs and coracidia of *Diphylobothrium latum* (L.) (Cestoda, Pseudophyllidea) // *Bull. Acad. Polon. Sci.* 1964. Vol. 12. P. 29–34.
- Korneva J. V. Ultrastructure of the female genital system in *Proteocephalus torulosus* and *P. exiguus* (Cestoda: Proteocephalidae) // *Helmithologia.* 2001. Vol. 38, N 2. P. 67–74.
- Koulisch S. Ultrastructure of differentiated oocytes in the trematode *Gorgoderina attenuata*. I. The «nucleolus-like» cytoplasmic body and some lamellar membrane systems // *Developm. Biol.* 1965. Vol. 12. P. 248–268.
- Swiderski Z., Conn D. B. Comparative ultrastructural studies on egg formation in some species of trematodes and cestodes // 9th International Congress on Invertebrate Reproduction and Development. 2001. Grahamstown. South Africa. 2001. P. 93.
- Swiderski Z., Huggel H., Schonenberger N. The role of the vitelline cell in the capsule formation during embryogenesis in *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) // *Soc. Fra. Micr. Electron.* Paris, 1970. P. 669–670.
- Swiderski Z., Mackiewicz J. S. Electron microscope study of vitellogenesis in *Glari-dacris catostomy* (Cestoidea: Caryophyllidea) // *Int. Journ. Parasitol.* 1976. Vol. 6. P. 61–73.
- Swiderski Z., Chomicz L., Grytner-Zieczina B., Tkach V. Electron microscope study on vitellogenesis in *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782) (Cyclophyllidea, Catenotaeniidae) // *Acta Parasitol.* 2000. Vol. 45, N 2. P. 97–107.
- Swiderski Z., Xylander W. E. R. Vitellocytes and vitellogenesis in cestodes in relation to embryonic development, egg production and life cycle // *Int. Journ. Parasitol.* 2000. Vol. 30. P. 805–817.
- Tkach V. V., Swiderski Z. Late stages of egg maturation in the cestode *Pseudhymenolepis redonica* Joyeux et Baer, 1935 (Cyclophyllidea, Hymenolepididae), a parasite of shrews // *Acta Parasitol.* 1997. Vol. 42, N 2. P. 97–108.
- Williams H. H., McVicar A. Sperm transfer in Tetraphyllidea (Platyhelminthes: Cestoda) // *Nytt Magasin for Zoology.* 1968. Vol. 16. P. 61–71.

Институт биологии внутренних вод РАН
им. И. Д. Папанина,
Ярославская обл., пос. Борок

Поступила 30 XI 2003

FINE STRUCTURE OF THE FEMALE REPRODUCTIVE SYSTEM IN SOBOLEVICANTHUS GRACILIS AND CLOACOTAENIA MEGALOPS (CESTODA: CYCLOPHYLLIDEA)

J. V. Korneva

Key words: Cestoda, Cyclophyllidea, female reproductive system.

SUMMARY

The fine structure of the female reproductive organs and ducts in two cyclophyllidean cestodes was studied by transmission electron microscopy. All the studied ducts (vitelline, fertilization and vaginal ducts, and oviducts) as well as the uterine and ootype walls have the luminal surface elevated to form apical cytoplasmic lamellae and are surrounded by bands of circular muscules, which are attached to the basement layer. The structure of the studied ducts epithelium corresponds to the pattern described in other ducts of the cestode genital system, namely a nucleate syncytial layer. An exception is the vagina *Sobolevicanthus gracilis*, in which the surface is lined with not numerous atypical microtriches. The comparison of our results and the data reported for other species is given. It is found out that in different species of cestodes forming oligolecital eggs, there are observed various uterine structures and diverse contacts between the eggs capsules and the uterine epithelium. The formation of special structures and contacts is the evolutionary way from the extrauterine type to more progressive intrauterine type of embryo development in cestodes.
